ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 44, 3, 2010

УДК 576.895.121:575.8

МИКРОЭВОЛЮЦИОНИЫЕ АСПЕКТЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И СПЕЦИФИЧНОСТИ ЦЕСТОД НА ПРИМЕРЕ ПАРАЗИТА СИГОВЫХ РЫБ ЦЕСТОДЫ PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER, 1800) (PROTEOCEPIIALIDAE)

© Л. В. Аникиева, Е. П. Иешко

Институт биологии Кар НЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910
E-mail: Anikieva@krc.karelia.ru

Поступила 28.04.2008

Исследована морфологическая изменчивость паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* из европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L., спонтанно вселившейся в оз. Сямозеро. Установлено, что в течение 20 лет паразит стал массовым представителем сформировавшейся паразитофауны корюшки, демонстрируя тем самым отсутствие строгой специфичности. Показано, что морфологический полиморфизм *P. longicollis* из корюшки сочетает признаки экоформ, приуроченных к местным видам хозяев — сигу (*Coregonus lavaretus* L.) и ряпушке (*Coregonus albula* L.). По характеру изменчивости цестоды из корюшки ближе к сиговой экоформе. Сделан вывод о том, что освоение паразитом нового для водоема вида хозяина сопровождается формированием новой гостальной группировки, которая способствует поддержанию численности и сохранению популяции паразита в изменяющихся условиях пресноводных экосистем.

Ключевые слова: цестода, *Proteocephalus longicollis,* корюшка, чужеродный вид, изменчивость.

Одной из приоритетных задач современных экологических исследований является изучение реакции водных сообществ, связанной с интродукцией чужеродных видов. Вселение новых для водоема видов приводит к существенным изменениям в структуре рыбного населения и перестройке трофических цепей (Решетников и др., 1982; Стерлигова и др., 2002; Стерлигова, 2004; Криксунов и др., 2005). Серьезные экологические риски связаны с паразитологическими проблемами. Расселение рыб за пределами естественного ареала может сопровождаться заносом неспецифичных паразитов, которые становятся причиной эпизоотий аборигенных видов, как это отмечалось при распространении моногенеи *Gyrodactylus salaris* в реках Беломорского и Баренцевоморского бассейнов (Шульман и др., 2001). Оценка последствий влияния аборигенной паразитофауны на зараженность новых видов хозяев изучена слабо (Лутта, 1941; Румянцев, 1975; Евсеева и др., 1999). Практически нет данных о том, как и какими темпами происходит становление видового состава паразитов и зараженности паразитами рыб-интродуцентов. Данный аспект имеет не только практическое, но и большое теоретическое значение для понимания микроэволюционных аспектов видообразования и становления паразито-хозяинных отношений.

Нами предпринята попытка оценить характер морфофизиологических адаптаций цестоды *Proteocephalus longicollis* — аборигенного вида в Сямозере при освоении нового для водоема вида хозяина — спонтанно вселившейся европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для изучения морфологической изменчивости *P. longicollis* послужили тотальные препараты половозрелых цестод из корюшки ($n = 56$), ряпушки ($n = 40$) и сига ($n = 33$) оз. Сямозера, собранные в 1985—1987 и 1969 гг.

Анализировалось 10 морфометрических признаков, принадлежащих к основным функциональным системам цестод: прикрепления (ширина сколекса, диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски) и трофико-репродукции (длина и ширина половозрелых члеников, длина бурсы цирруса, яичника и стробилы, число семенников и отношение длины бурсы к ширине членика). Статистическая обработка выполнена стандартными методами (Лакин, 1990). Значимость различий и их величину определяли соответственно по t и F критериям.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Единичные экземпляры корюшки в оз. Сямозере отмечались в промысловых уловах, начиная с 1969 г., а к 1975 г. ее уловы возросли до 20 т. Рост численности корюшки сопровождался увеличением доли младших возрастных групп, в структуре стада преобладали двух- и трехлетки, рыбы старше 5 лет встречались единично (Иешко и др., 2000). Пик численности корюшки приурочен к 1980-м годам. Начиная с этого периода корюшка стала доминирующим видом в озере и конкурентом сигу и ряпушке в питании планктоном. Активное питание планктоном привело к тому, что она включилась в жизненный цикл цестоды *P. longicollis.* Начиная с 1985 г. встречаемость цестод стала носить массовый характер (Евсеева и др., 1999). Таким образом, примерно 20 лет потребовалось паразиту, адаптированному к обитанию в сиговых рыбах оз. Сямозера, для освоения нового для водоема вида хозяина — корюшки.

Морфометрические параметры *P. longicollis* из корюшки оз. Сямозера представлены в таблице. Анализ морфологических признаков *P. longicollis* из корюшки показал, что диаметр апикальной присоски и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика имели минимальный размах изменчивости. Наиболее широкие границы варьирования отмечены для длины стробилы (в 3.3 раза). Корреляционный анализ выявил положительную

Морфометрические показатели *P. longicollis* из корюшки Сямозера, мкм

Measurements of *P. longicollis* from smelt of the Syamozero Lake, mkm

Признаки	Пределы	M ± m	δ^2	CV
Ширина сколекса	234—533	356 ± 18	7164	23
Диаметр боковых присосок	90—198	132 ± 4	515	17
Диаметр апикальной присоски	47—101	77 ± 2	187	18
Длина половозрелых члеников	458—987	619 ± 30	20204	23
Ширина половозрелых члеников	458—1090	675 ± 32	23825	23
Число семенников	30—71	47 ± 2	147	26
Длина бурсы цирруса	141—387	231 ± 17	2700	23
Длина яичника	317—775	507 ± 25	13220	23
Длина стробилы, см	0.7—2.3	1.3 ± 0.08	1.25	31
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0.26—0.42	0.34 ± 0.04	0.002	13

взаимосвязь между всеми признаками прикрепления. Наиболее высокие показатели у ширины сколекса и диаметра боковых присосок ($r = 0.8$). Из признаков стробилы высокий коэффициент корреляции обнаружен между шириной членика, длиной бурсы цирруса, длиной (размахом крыльев) яичника и отношением длины бурсы цирруса к ширине членика ($r = 0.8$—0.9). Длина членика и отношение ширины членика к длине бурсы цирруса — антагонисты ($r = -0.7$).

По коэффициенту изменчивости (CV) (Мамаев, 1972) признаки принадлежали к 3 уровням. К среднему уровню изменчивости (13—20 %) относились диаметр боковых и апикальной присосок и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика. К повышенному (21—30 %) — ширина сколекса, длина и ширина членика, число семенников, длина бурсы цирруса и яичника. К высокому (более 30 %) — длина стробилы.

Сопоставление морфометрических показателей *P. longicollis* из корюшки, ряпушки и сига показало, что каждая из изучаемых выборок характери-

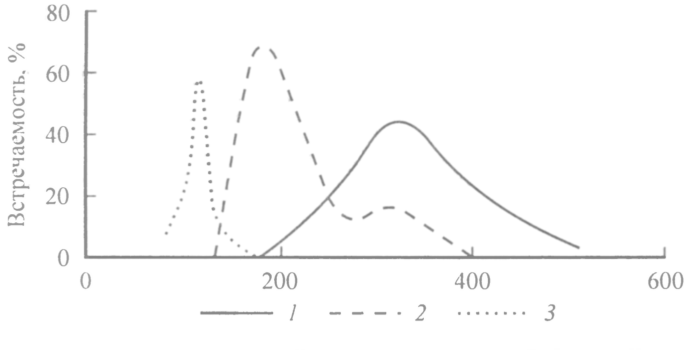

Рис. 1. Частотное распределение значений ширины сколекса *P. longicollis* из разных хозяев, мкм.

1 — корюшка, *2* — сиг, *3* — ряпушка.

Fig. 1. Frequency distribution of the scolex width values in *Proteocephalus longicollis* from different host species, mkm.

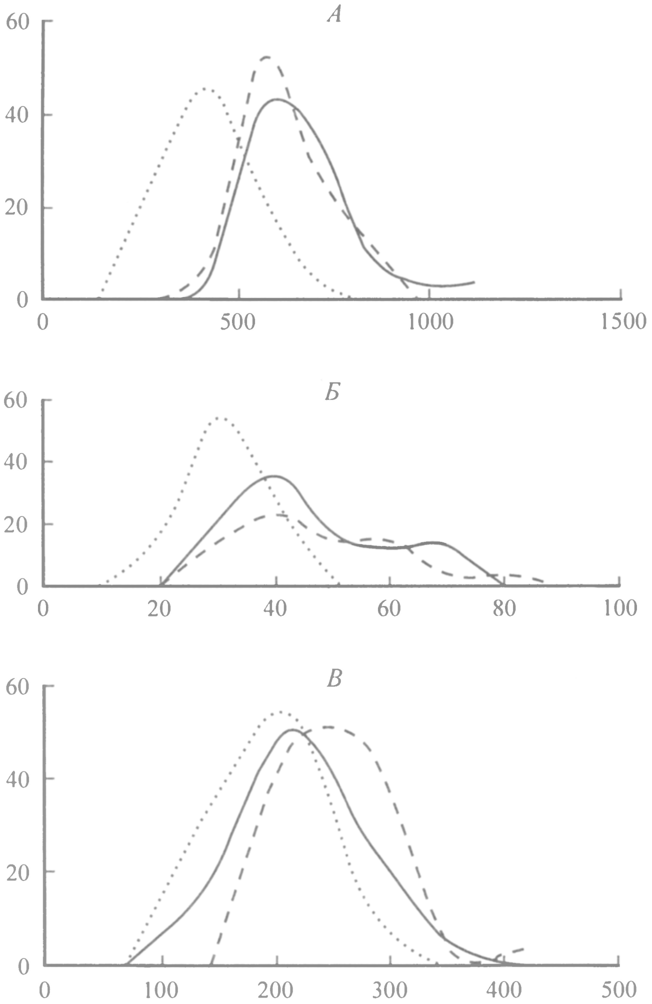

Рис. 2. Частотное распределение значений признаков стробилы *P. longicollis* из разных хозяев, мкм.

А — ширина членика, *Б* — число семенников, *В* — длина бурсы цирруса, *Г* — длина яичника, *Д* — длина стробилы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Frequency distribution of the strobile measurements values in *Proteocephalus longicollis* from different host species, mkm.

зовалась специфичными параметрами: пределами значений отдельных признаков, модальными классами и уровнем варьирования. Однако, несмотря на достоверные различия в средних величинах большинства признаков, границы изменчивости у сравниваемых выборок заметно перекрывались. Наиболее четко выборки различались признаками прикрепления (рис. 1). По трофико-репродуктивным признакам выборки были более сходны (рис. 2). По критерию Фишера выборка цестод из корюшки достоверно отличалась от таковой из ряпушки более высокой изменчивостью всех признаков прикрепления. По признакам стробилы характер изменчивости не совпадал: число семенников было более изменчиво, а длина стро-

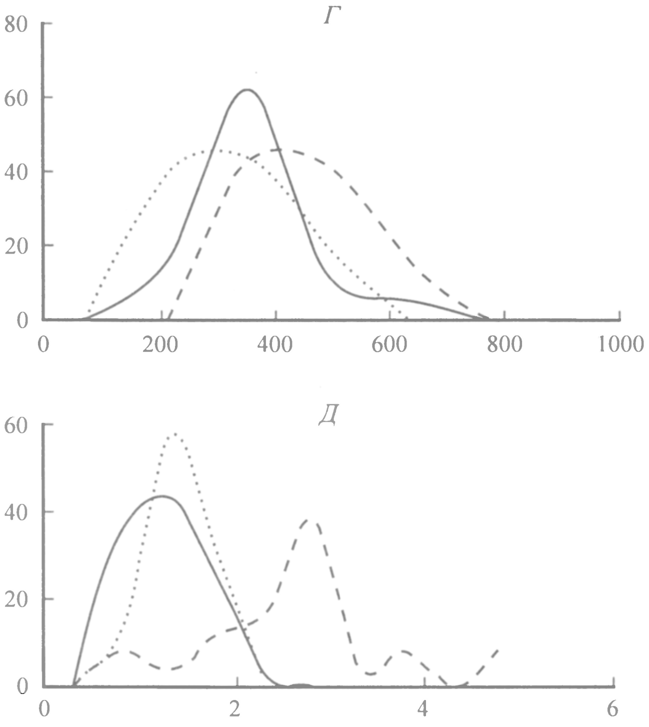

Рис. 2 (*продолжение*).

билы и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика — наоборот, менее изменчивы. Выборка цестод из корюшки по сравнению с выборкой цестод из сига отличалась большей изменчивостью ширины сколекса и меньшей — отношения длины бурсы цирруса к ширине членика.

Коэффициент сходства средних значений признаков цестод по Съеренсену—Чекановскому между выборками корюшка—ряпушка и корюшка—сиг оказался высоким (0.8 и 0.93 соответственно). По дисперсии высокое сходство установлено для пары корюшка—сиг. Коэффициент сходства по Съеренсену—Чекановскому равен 0.78, для пары корюшка—ряпушка — 0.14.

ОБСУЖДЕНИЕ

Популяционная структура *P. longicollis* до вселения в водоем корюшки включала две гостальные формы: сиговую и ряпушковую (рис. 3). Они представлены разными фенотипами, различающимися пределами и средними значениями признаков, а также характером их варьирования. Типичный фенотип *P. longicollis* из ряпушки — мелкие по размерам цестоды, из сига — крупные цестоды. Полученные нами данные согласуются с материалами Фрезе и Казакова (1968) по особенностям морфологии *P. longicollis* из сига и ряпушки водоемов Кольского п-ва.

Пространственное распределение гостальных группировок *P. longicollis* в оз. Сямозере обеспечивали различия в биологии хозяев и их предпочте-

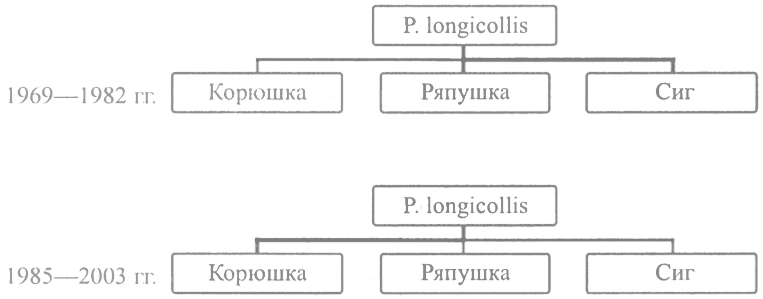

Рис. 3. Изменения паразитарной системы *P. longicollis* в разные годы (пояснения в тексте).

Fig. 3. Changes in parasite system of *Proteocephalus longicollis* in different years (see explanation in text).

ние к разным местам обитания. Сямозерский многотычинковый сиг — типичный представитель сигов с большим числом тычинок (42—53) и преимущественно планктонным питанием. Места обитания сига в Сямозере в период открытой воды приурочены к песчано-илистым участкам литоральной зоны, где он нагуливается в летний период. Осенью половозрелые особи отходят на нерестилища, расположенные недалеко от мест нагула. Зимой сиги уходят на более глубокие места вслед за миграцией кормовых объектов. Ряпушка — специализированный планктофаг в летний период обитает в пелагиали озера, нерестится на песчаных, песчано-каменистых и песчано-илистых грунтах у входа в губы, вдоль островов и берегов, частично и в центральном плесе (Решетников и др., 1982).

До 1985 г. корюшка в связи с малочисленностью и доминированием сиговых рыб в оз. Сямозере не играла существенной роли в поддержании численности паразита (рис. 3). Предполагается, что икра корюшки могла быть занесена на промысловых орудиях из Онежского оз. Возможно также, что личинки ладожской корюшки проникли в Сямозеро при проведении рыбоводных работ в Иматозере, имевшем сток в Сямозеро. Быстрый рост численности корюшки в Сямозере связан с «эффектом акклиматизации», когда численность нового вида в водоеме резко увеличивается после вселения. Росту численности корюшки способствовали также хорошие условия откорма (биомасса зоопланктона более 2.0 г/м^3) и благоприятные условия для размножения. Обнаружено большое сходство в питании трехлетней корюшки и ряпушки: индекс пищевого сходства 23—37 % (Решетников и др., 1982). В сложившихся условиях рост численности корюшки обусловил сокращение численности ряпушки и молоди сига. Учтенные уловы сиговых в 1985—1987 гг. составляли около 2 % от общего улова. Доля корюшки в эти годы превышала 35 % (Стерлигова и др., 2002). Сочетание высокой численности корюшки с более высокой ее зараженностью *P. longicollis* по сравнению с ряпушкой и сигом (Аникиева и др., 2007) привело к тому, что она стала играть основную роль в жизненном цикле *P. longicollis* (рис. 3).

Наличие конкуренции в питании между корюшкой и сиговыми рыбами доказывает изменение в их зараженности цестодой, цикл развития которой связан с зоопланктоном. В первые годы после вселения корюшка была свободна от *P. longicollis* (Иешко, Малахова, 1982). Впервые паразит обнаружен у корюшки в 1981 г. Зараженность корюшки была низкой: экстенсивность заражения — 4 %, индекс обилия — 0.8 экз.; личинки и неполовозрелые особи составляли основу численности. Позднее (в 1987 г.) зараженность корюшки *P. longicollis* увеличилась до 80 %, индекс обилия — до 20 экз.; 40 % цестод в июне были половозрелыми. Тем самым доказывается ведущая роль вселенца в поддержании численности паразита.

Сравнительный анализ морфологии *P. longicollis* из разных видов хозяев — сига, ряпушки и корюшки показал, что морфологический полиморфизм цестод из корюшки сочетает признаки экоформ, приуроченных к местным видам хозяев — сигу и ряпушке. По длине стробилы цестоды из корюшки ближе к ряпушковому фенотипу. По размерам трофико-репродуктивных органов — к сиговому. По характеру изменчивости они ближе к сиговой экоформе. В то же время фенотип цестоды из корюшки отличается от аборигенных фенотипов сочетанием более крупных размеров органов прикрепления с короткой стробилой и широкими члениками. Выявленные особенности позволяют считать, что гостальная группировка *P. longicollis* из нового для водоема хозяина — корюшки характеризуется новыми свойствами, поскольку изменение отдельных признаков указывает на изменение состояния всего организма.

Нами установлено, что все три гостальные экоформы *P. longicollis* более сходны по признакам, характеризующим репродуктивную систему, чем по признакам прикрепления. Полученные данные позволяют представить формирование гостальной экоформы *P. longicollis* в спонтанно вселившейся в озеро корюшке как процесс, находящийся под действием балансирующего отбора. Известно, что балансирующий отбор ответственен за формирование и поддержание генетического полиморфизма естественных популяций. Отбор касается признаков, не связанных с размножением и не приводит к подразделению исходной популяции на 2 или более дочерних. Балансирующий отбор создает полиморфизм и поддерживает приспособленность популяции за счет пластичных признаков фенотипа, обладающих более или менее широкой нормой реакции (Северцов, 1990).

Проведенные нами исследования выявили характер изменчивости отдельных экоформ и их роль в фенотипическом разнообразии популяции гельминта в изменяющихся условиях. Показано, что ряпушковая экоформа наименее изменчива и играет стабилизирующую роль в формировании фенотипической разнородности популяции, в то время как сиговая форма поддерживает и расширяет ее разнообразие. Освоение паразитом нового для водоема вида хозяина — корюшки сопровождается формированием гостальной группировки с новым фенитипом. Сочетание высокой численности нового хозяина с его высокой зараженностью по сравнению с аборигенными видами хозяев изменяет пространственную структуру паразитарной системы и значимость отдельных видов хозяев в жизненном цикле паразита.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что появление в водоеме нового хозяина и освоение его паразитом сопровождается формированием нового фенотипа со специфичным набором признаков. Увеличение количества внутривидовых (внутрипопуляционных) группировок повышает разнообразие популяции, способствует поддержанию численности и сохранению паразита в изменяющихся условиях пресноводных экосистем.

Список литературы

Аникиева Л. В., Иешко Е. П., Стерлигова О. П. 2007. Сукцессионные особенности динамики численности и структуры популяции цестоды Proteocephalus longicollis (Zeder, 1800) (Cestoda: Proteocephalidae). Паразитология. 41 (6): 526—532.

Евсеева Н. В., Иешко Е. П., Шульман Б. С. 1999. Роль акклиматизации в формировании паразитофауны европейской корюшки Osmerus eperlanus (L.) в условиях Сямозера (Карелия). Паразитология. 33 (5): 404—409.

Иешко Е. П., Малахова Р. П. 1982. Паразитологическая характеристика зараженности рыб как показатель экологических изменений в водоеме. В кн.: Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. 161—175.

Иешко Е. П., Евсеева Н. В., Стерлигова О. П. 2000. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразитов корюшки (Osmerus eperlanus). Паразитология. 34 (2): 118—124.

Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. 2005. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 54 с.

Лакин Г. Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк. 352 с.

Лутта А. С. 1941. О заражении аральского шипа (Acipenser nudiventris) жаберным сосальщиком Nitzschia sturionis. Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп. 18 (4) : 40—60.

Мамаев С. А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука. 283 с.

Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М. 234 с.

Румянцев Е. А. 1975. Влияние некоторых факторов на паразитофауну рыб при интродукции в озера Карелии. Паразитология. 9 (4): 305—311.

Северцов А. С. 1990. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ. 272 с.

Стерлигова О. П. 2004. Последствия случайного проникновения корюшки в экосистему Сямозера. В сб: Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Апатиты: 49—51.

Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 119 с.

Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П., Широков В. А. 2001. Влияние Gyrodactylus salaris Malmberg, 1957 (Monogenea: Gyrodactylidae) на популяцию атлантического лосося (Salmo salar L.) в р. Кереть (Северная Карелия) и возможные меры борьбы с ним. В сб.: Эколого-паразитологические исследования животных и растений европейского Севера. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН. 40—48.

Фрезе В. И., Казаков Б. Е. 1968. Новый вид цестоды из рода Proteocephalus (Cestoidea: Proteocephalata) от ряпушки (Coregonus albula L.) европейского Севера СССР. Тр. ГЕЛАН СССР. 20: 171—175.

MICROEVOLUTIONARY ASPECTS OF MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND SPECIFICITY OF CESTODES BY THE EXAMPLE OF PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER, 1800) (PROTEOCEPHALIDAE), A PARASITE OF COREGONIDS

L. V. Anikieva, E. P. Ieshko

Key words: Cestoda, *Proteocephalus longicollis*, polymorphism, fish parasites, host specificity, Coregonidae.

SUMMARY

Morphological variability of the cestode *Proteocephalus longicollis* from the smelt *Osmerus eperlanus* L., which was spontaneously introduced into the Syamozero Lake, has been studied. It was established that *P. longicollis* became an abundant element of the smelt parasite fauna during last 20 years, thereby showing the absence of host specificity. It was revealed that morphological polymorphism of *P. longicollis* from smelt combines features of ecological forms characteristic for aboriginal host species, namely whitefish *Coregonus lavaretus* L. and vendace *Coregonus albula* L. Cestodes from smelt are more similar to ecological forms from whitefish by the characteristics of variability. It is concluded that colonization of a host species, which is new for a given water body, is accompanied by the forming of a new group of host, which contributes to the maintenance of the parasite number and to its population stability under changing conditions of freshwater ecosystems.